云 南 植 物 研 究 1994; **16** (3): 273—278
Acta Botanica Yunnanica

中国后生耳蕨组的孢子形态研究*

张丽兵 孔宪需

(中国科学院成都生物研究所，成都 610041)

摘要 对国产耳蕨属(*Polystichum*)后生耳蕨组(Sect. *Metapolystichum*)26 种的孢子形态进行了研究。结果表明，后生耳蕨组的孢子周壁纹饰可大致分为粗糙、翅状、脊状、疣状、穴状和网状 6 类。各种的周壁纹饰均有一定差异，同种的孢子形态较为稳定。从孢子形态特征看，支持 *Polystichum yunnanense* Christ 和 *P. jizhushanense* Ching 为独立的种。本文还结合其它特征，讨论了后生耳蕨组孢子形态的演化趋势，进而从孢粉学的角度推测本组线鳞系 Ser. *Linearia* 可能是较为原始的一群，失盖系 Ser. *Exindusiata* 则可能为较为进化的一支。本文还以孢子形态特征编制了后生耳蕨组分种归类检索表。

关键词 孢子形态，后生耳蕨组，中国

STUDY ON THE SPORE MORPHOLOGY OF CHINESE SECT. METAPOLYSTICHUM

ZHANG Li-Bing, KUNG Hsian-Shiu

(*Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences*, Chengdu 610041)

Abstract The spores of 26 species of Scet. *Metapolystichum(Polystichum)* in China have been studied under LM and SEM. The results show that the spores are monolate, elliptic in polar view, reniform in equatorial view, all with perines, (24.3—45.6) × (28.2—61.4) × (24.3—57.1)μm in size. The perine sculptures of 26 species almost are different from one another and can be divided into 6 types: scabrate, wing-like, cristate, verrucate, foveolate and reticulate. The check to the different spore materials of *Polystichum piceo-paleaceum* Tagawa collected from Sichuan and Yunnan proves the stable spore characters. And, the perine sculpture of *P. braunii* (Spenn.)Fée is same as that studied by D. H. Wagner (1979) from North America. From spore characters, we found that *P. yunnanense* Christ and *P. jizhushanense* Ching, which were been confused by C. R. Fraser-Jenkins and S. P. Khullar in 1985, are different respectively from *P. discretum* (Don) Diels and *P. piceo-paleaceum* Tagawa. The evolutionary trends of spores in this section are supposed as: sculptures from other types to reticulate; sizes from small to large; varyings in size from slightly to strongly. So, Ser *Linearia* is guessed as the most primitive one in Sect. *Metapolystichum* and Ser. *Exindusiata* the most evolutionary one. Employing spore morphological characters, the paper gives a key to species of Sect. *Metapolystichum*, too.

Key words Spore morphology, Sect. *Metapolystichum*, China

* 文中部分分类群尚待正式发表。

1993-03-08 收稿, 1993-06-09 修回

孢子形态研究作为蕨类植物分类学与系统学研究的一种手段,早已受到各国蕨类学者的重视。近年来,我国蕨类研究者在这方面也做了很多有益的工作,但对于我国蕨类植物中最大最复杂的蕨属之一——耳蕨属(*Polystichum*)的孢子形态的研究,除与国外共有的少数种类已有报道[1—3]外,国内仅见对个别种类所做的零星研究[4—7],尚未见较系统的研究工作的正式报道。后生耳蕨组(Sect. *Metapolystichum*)是耳蕨属中最大的组[8],全世界约60余种,我国现知36种。前人做过12种(其中11种仅利用光学显微镜)的孢子形态观察。本文借助于扫描电子显微镜和光学显微镜研究了我国后生耳蕨组70%以上种类(26种)的孢子形态,为本组及耳蕨属这一世界性的大属的分类与系统进化的研究提供了孢子形态方面的依据,也为孢粉学积累了素材。

材料和方法

本研究所用孢子取自于经专家正确鉴定的腊叶标本上,部分材料由本文第一作者野外采得。用于光学显微镜观察的孢子经G. Erdtman醋酸酐分解法[4]处理后,甘油胶制片,观察,测量。孢子大小以极轴×长赤道轴×短赤道轴记录。用于扫描电镜观察的孢子也经醋酸酐分解法处理或直接置于载物台上,真空镀膜后观察,测量,照相。处理后的孢子凭证材料存中国科学院成都生物研究所。

观察结果

1.孢子形态特征

后生耳蕨组植物孢子为单缝孢,极面观为椭圆形,赤道面观为肾形,各种的孢子都具周壁,周壁纹饰均为复合纹饰,即每一周壁都具有两种以上的纹饰,其主纹饰可大致分为粗糙、翅状、脊状、疣状、穴状和网状6类(表1)。*P. parvifoliolatum* W. M. Chu孢子周壁纹饰为粗糙(并且穿孔)(图版Ⅲ: 3); *P. tangmaiense* H. S. Kung et Tateishi为翅状(图版Ⅰ: 6); *P. discretum* (Don)Diels, *P. braunii* (Spenn.)Fée, *P. yunnanense* Christ, *P. tacticopterum* (Kunz.) Moore为脊状(图版Ⅰ: 2, Ⅱ: 3, Ⅰ: 7; Ⅲ: 4); *P. oreodoxa* Ching, *P. longipinnulum* Nari为穴状(图版Ⅰ:8, 10, 11); *P. oligocarpum* Ching为疣状(图版Ⅰ: 3); 其余各种为网状。

孢子大小常见值为(24.3—45.6)×(28.2—61.4)×24.3—57.1)μm,属中等和大型孢子(王开发等,1983)[9]。孢子极轴长与长赤道轴长之比为0.62—0.86,萌发沟长18.1—38.3 μm。孢子大小变化大的种类有*P. yunnanense* Christ, *P. parvipinnulum* Tagawa, *P. altum* Ching, *P. grandifronds* C. Chr.等。

2. 孢子形态的稳定性

为探讨本组植物孢子形态的稳定性,我们选择了本组中一较为广布的种*P. piceo-paleaceum* Tagawa为对象,取不同分布地(云南维西和四川泸定)的两份孢子材料,按同样的方法测得其孢子大小的一组数据如表1中的10,11,孢子大小分别为24.3×33.6×28.6及25.0×35.7×27.1 μm,发现孢子大小仅有较小差异。似乎本组孢子大小稳定性较好。

此外,对于本组中最为广布的北温带种*P. braunii*(Spenn.)Fée,我们选取四川大相岭的材料做出的扫描电镜下的周壁纹饰(图版Ⅱ:3)与美国学者D.H.Wanger(1979)[3]选取北美洲的材料做出的结果完全一致。看来,后生耳蕨组植物孢子周壁纹饰稳定性也很好。

讨 论

1. C. R. Fraser-Jenkins & S. P. Khullar[10]曾将我们现在意义下的*P. yunnanense* Christ并入

表 1 中国后生耳蕨组孢子形态特征

Table 1 The spore morphological characters of Chinese Sect. *Metapolystichum*

系名 Series	号 No.	种名 Species	大小 Size (μm)	PA / LEA	周壁纹饰 Sculptutes	图版 Plates	凭证标本 Vouchers
Linerria	1	*Polystichum discretum*	32.9(21.4—35.7) × 41.4(28.6—50.0 × 35.7(22.9—50.0)	0.79	脊状	Ⅰ:2	张丽兵等 30
	2	*P. oligocarpum*	28.6(21.4—30.0) × 39.3(32.1—42.9) × 32.9(29.3—35.7)	0.73	疣状	Ⅰ:3	朱维明等 9050
	3	*P. yunnanense*	40.0(26.4—57.1) × 46.4(35.7—78.6) × 42.9(28.6—68.6)	0.86	脊状	Ⅰ:7	朱维明等 15251
	4	*P. tangmaiense*	32.9(28.6—35.77 × 45.0(35.7—50.7) × 38.2(35.7—44.3)	0.73	翅状	Ⅰ:6	朗楷永等 871
Makinoiana	5	*P. pseudo-makinoi*	26.4(21.4—28.6) × 33.6(27.1—41.4) × 27.9(20.7—30.0)	0.79	网状	Ⅰ:9	贺贤育 27345
	6	*P. semifertile*	40.0(33.6—57.1) × 53.6(48.6—100.0) × 45.7(35.7—64.3)	0.75	网状	Ⅰ:4,5	朱维明等 17629
	7	*P. oreodoxa*	41.4(35.7—42.9) × 53.9(48.6—67.1) × 43.4(35.7—50.0)	0.77	穴状	Ⅰ:8	朱维明 14932
	8	*P. longipinnulum*	44.3(35.7—50.0) × 60.7(50.0—78.6) × 51.4(42.9—58.6)	0.73	穴状	Ⅰ:10,11	滇西组 10884
	9	*P. acutipinnulum*	30.7(28.6—35.7) × 42.9(35.0—50.0) × 31.4(28.6—35.7)	0.71	网状	Ⅰ:12	川经宜 991
	10	*P. piceo-paleaceum*	24.3(21.4—27.1) × 33.6(28.6—41.4) × 28.6(21.4—35.7)	0.72	网状	Ⅲ:7	青藏队 6766
	11	*P. piceo-paleaceum*	25.0(20.9—26.2) × 35.3(32.9—42.9) × 27.1(25.1—37.7)	0.71	网状	无	张丽兵 1257
	12	*P. longiaristatum*	33.6(21.4—42.9) × 45.7(41.4—50.0) × 34.3(28.6—42.9)	0.74	网状	Ⅲ:5	张丽兵等 31
	13	*soongae*	27.9(25.0—30.0) × 35.7(28.6—39.3) × 28.6(22.9—34.3)	0.78	网状	Ⅱ:2	宋滋圃 39273
	14		27.9(25.0—28.6) × 35.7(28.6—39.3) × 27.9(23.4—32.1)	0.78	网状	Ⅲ:6	胡香英 1158
Punctifera	15	*P. punctiferum*	32.1(28.61—50.0) × 50.0(35.7—57.1) × 35.7(28.6—50.0)	0.64	网状	Ⅱ:1	滇西组 11386
Brauniana	16	*P. parvipinnulum*	36.4(30.0—45.0) × 43.6(30.7—50.0) × 33.6(22.9—42.9)	0.83	网状	Ⅱ:5	徐永椿 14
	17	*P. sozanense*	32.1(32.1—32.1) × 40.0(35.7—44.3) × 28.6(28.6—28.6)	0.80	网状	Ⅱ:6	Tanaka 445
	18	*P. ovato-paleaceum*	35.7(28.6—37.1) × 42.9(35.7—50.0) × 36.4(21.4—41.4)	0.83	网状	Ⅱ:7	Seto 4869
	19	*P. retroso-paleaceum*	25.7(22.9—31.4) × 37.1(28.6—42.9) × 27.1(22.9—32.1)	0.69	网状	Ⅱ:8	Koidzumi 无号
	20	*P. braunii*	36.4(28.6—42.9) × 48.9(35.7—57.1) × 37.9(28.6—46.4)	0.72	脊状	Ⅱ:3	孔宪需 3834
	21	*P. ningshenense*	30.0(26.4—33.6) × 40.7(34.3—50.0) × 33.6(30.0—39.3)	0.74	网状	Ⅱ:4	徐养鹏 849
Exauricula	22	*P. longipaleatum*	29.3(26.4—42.9) × 36.4(28.6—44.3) × 27.1(22.9—35.7)	0.81	网状	Ⅲ:1	青藏队 8668
	23	*P. nudisorum*	25.7(22.1—27.1) × 35.7(28.6—42.9) × 24.3(21.4—28.6)	0.72	网状	Ⅲ:2	秦仁昌 22475
Exindusiata	24	*P. tacticopterum*	42.9(35.7—54.3) × 61.4(50.0—78.6) × 50.8(42.9—58.6)	0.70	脊状	Ⅲ:4	朱维明 14884
	25	*P. parvifoliolatum*	29.8(29.8—29.8) × 48.2(48.2—48.2) × 31.5(31.5—31.5)	0.62	粗糙	Ⅲ:3	朱维明 7950
	26	*P. grandifrons*	35.7(27.1—42.9) × 50.0(35.7—57.1) × 35.7(26.4—42.9)	0.71	网状	Ⅰ:1	朱维明 21546
	27	*P. altum*	35.8(25.2—41.0) × 50.7(30.0—75.0) × 36.3(24.7—42.9)	0.70	网状	Ⅲ:8	川经宜 1003

PA / LAE: 孢子极轴长与长赤道轴之比。 *: 被测量的孢子不足 5 枚。

P. discretum (Don) Diels。其实，除外部形态外，两者孢子形态特征也相异甚远。前者孢子周壁上的脊状突起纵横交错（图版Ⅰ：7），孢子大小约 40×46×43 μm，大小变化很大；后者孢子周壁上的脊状突起大致平行或至少不为纵横交错（图版Ⅰ：2），孢子大小约 33×41×36 μm，大小变化小。两者孢子形状也有较大差异，极轴与长赤道轴之比，前者达 0.86，后者仅 0.79。

2.从组下各系的孢子形态特征看，Ser. *Linearia* 中 4 种的孢子周壁纹饰全为非网状，孢子长赤道轴常见值都小于 50 μm，孢子大小的变化除 *P.yunnanense* Christ 较大外全都较小。Ser. *Makinoiana* 中 *P. semifertile* （Clarke） Ching 孢子的网状周壁又皱褶形成复合纹饰，*P. oreodoxa* Ching， *P. longipinnulum* Nair 周壁纹饰为穴状，其余各种均为网状，而且除上述 3 种孢子长赤道轴长大于 50 μm 外，其余各种都远小于 50μm。Ser. *Punctifera* 孢子周壁纹饰为具棱的网状。Ser. *Brauniana* 孢子周壁纹饰除 *P. braunii* （Spenn.） Fée 为脊状外均为网状，孢子长赤道轴长都小于 50μm，而且唯 *P. retroso-paleaceum* （Kodama） Tagawa）的孢子长赤道轴小于 40μm，这与其二倍体[13]的细胞学特征相符合。Ser. *Exauricula* 孢子周壁纹饰也全为网状，孢子长赤道轴长小于 40μm，这也与其二倍体[11]的特征相关。Ser. *Exindusiata* 中 *P. parvifoliolatum* W. M. Chu 孢子周壁纹饰为粗糙并具穿孔，*P. tacticopterum* （Kunz.） Moore 为脊状，其余种为网状，孢子长赤道轴长都在 50μm 以上或接近 50μm；孢子大小的变化除上述两种外都很大。

如果与后生耳蕨组中各种各系的外部形态特征及其它一些零星的细胞学特征[1—3,10]相联系，不难看出，本组孢子形态的演化方向似乎是这样的：周壁纹饰由其它类型→网状；孢子大小由小→大；孢子大小变化幅度由小→大。而后两点与整个蕨类植物孢子形态的演化规律一致（W.H.Wagner， 1974）[12]。这样，后生耳蕨组中 Ser.*Linearia* 似乎便是本组中较为原始的一群，而 Ser. *Exindusiata* 则可能是本组中最为进化的一支。这一结论与本文第一作者用分支分析的结果相同[8]。

3. 由于后生耳蕨组各种的孢子形态有一定的差异，有的差异相当明显，我们可以孢子形态特征列一后生耳蕨组的分种归类检索表：

1. 周壁纹饰网状 10
1. 周壁纹饰非网状. 2
2. 周壁纹饰脊状. 3
2. 周壁纹饰非脊状. 6
3. 孢子大小变化小. 4
3. 孢子大小变化大 . . . . **P. yunnanense** Christ
4. 周壁有穿孔. 5
4. 周壁有无穿孔，孢子大小约 36×49×38 μm. . . . . **P. braunii** Spenn.)Fée
5. 孢子大小约 33×41×36 μm. . . . . **P. discretum** (Don.) Diels
5. 孢子大小约 43×61×51 μm . . . . **P. tacticopterm** (Kunz.)Moore
6. 周壁纹饰穴状. 7
6. 周壁纹饰非穴状. 8
7. 孢子大小约 41×54×43 μm . . . . **P. oreodoxa** Ching
7. 孢子大小约 44×61×51 μm . . . . **P. longipinnulum** Nair
8. 周壁纹饰非疣状. 9
8. 周壁纹饰疣状，具小颗粒 . . . . **P. oligocarpum** Ching
9. 周壁粗糙，疏具穿孔 . . . . **P. parvifoliolatum** W. M. Chu
9. 周壁翅状，具小刺 . . . . **P. tangmaiense** H. S. Kung et Tatershi

10. 周壁不具棱 11
10. 周壁具棱，网脊上密具小刺 . . . . **P. punctiferum** C. Chr.
11. 网眼直径为网脊直径的两倍以上 12
11. 网眼直径比网脊直径小或近等大 16
12. 周壁薄，孢子长赤道轴常见值小于 45 μm 14
12. 周壁厚，孢子长赤道轴常见值约 50 μm 或大于 50 μm，孢子大小变化大 13
13. 网状周壁形成褶皱，孢子大小约 40 × 54 × 46 μm, PA / LEA 约.75 . . . . **P. semifertile** (Clarke) Ching
13. 周壁无褶皱，孢子大小约 36 × 50 × 36 μm, PA / LEA 约 0.70 . . . . **P. grandifrons** C. Chr., **P. altum** Ching
14. 网脊明显为棍棒状 15
14. 网脊非棍棒状 . . . . **P. sozanense** Ching
15. 孢子大小变化小 . . . . **P. retroso–paleaceum** (Kodama)Tagawa
15. 孢子大小变化大 . . . . **P. parvipinnulum** Tagawa
16. 孢子长赤道轴常见值大于 40 μm 17
16. 孢子长赤道轴常见值小于 38 μm 19
17. 网脊上刺状突起特别多 . . . . **P. jizhushanense** Ching, P. ningshenense Ching et Hsu
17. 网脊上刺状突起少 18
18. 网眼大小变化大 . . . . **P. ovato–paleaceum** (Kodama)Kurata
18. 网眼大小变化小 . . . . **P. acutipimmulum** Ching et Shing
19. 周壁上网眼多 20
19. 周壁上网眼特少 . . . . **P. longiaristatum** Ching, Boufford et Shing
20. 网脊上具长的棒状刺，周壁薄 . . . . **P. longipaleatum** Ching, **P. nudisorum** Ching
20. 网脊上仅具小刺，周壁厚 . . . . **P. piceo–paleaceum** Tagawa, **P. soongae** H. S. Kung et L. B. Zhang, **P. pseudo–makinoi** Tagawa

致谢　本研究蒙朱维明教授提供部分孢子材料，王萍莉副教授、高宝莼副教授和蔡卫东先生给予热情帮助。

参 考 文 献

〔1〕Kurata S, Nakaike T, Illustrations of Pteridophytes of Japan. Tokyo: University of Tokyo Press, 1979, 1: 556—609.
〔2〕Kurata S, Nakaike T. Illustrations of Pteridophytes of Japan. Tokyo: University of Tokyo Press, 1983, 3: 318—496.
〔3〕Wagner D H. The systematics of *Polystichum* in Western North America, North of Mexico. *Pteridologia,* 1979, **1**: 1—64.
〔4〕中国科学院北京植物研究所古植物研究室孢粉组. 中国蕨类植物孢子形态. 北京: 科学出版社, 1976. 18—19, 330—334.
〔5〕Huang Tseng–chieng. Sporae Flora of Taiwan. Taipei: Tah–Jinn Press Co. Ltd, 1981. 80—81.
〔6〕张玉龙. 西藏蕨类植物孢子形态描述. 见: 吴征镒主编. 西藏植物志. 北京: 科学出版社, 1983. 1: 747.
〔7〕刘宏全, 肖亚萍, 田先华等. 秦岭耳蕨属孢子形态研究. 西北植物学报, 1993, **13**(1): 52—56.
〔8〕张丽兵. 用最大同步法探讨后生耳蕨组组下的分支关系. 见: 于兆英, 李学禹, 狄维忠主编. 西北地区现代植物分类学研究. 北京: 科学技术文献出版社, 1992; 1: 118—125.
〔9〕王开发, 王宪曾. 孢粉学概论. 北京: 北京大学出版社, 1983. 23.

〔10〕 Fraser-Jenkins C R, Khullar S P. The nomenclature of some confused Himalayan species of *Polystichum* Roth. *Ind Fern Journ*, 1985, **2:** 1—16.

〔11〕 Mehra P N. Chromosome number in Himalayan ferns. *Res Bull Panjab Univ n s*, 1961, **12:** 139—169.

〔12〕 Wagner W H. Jr. Structure of spore in relation to fern phylogeny. *Ann Miss Bot Gard*, 1974, **16**(2): 332—353.

〔13〕 Nakaike T. New Flora of Japan, Pteridophyta. Tokyo: Shibunda Co., Ltd. Publishers Tokyo, 1982. 532.

图版说明
Explanation of Plates

Plate Ⅰ

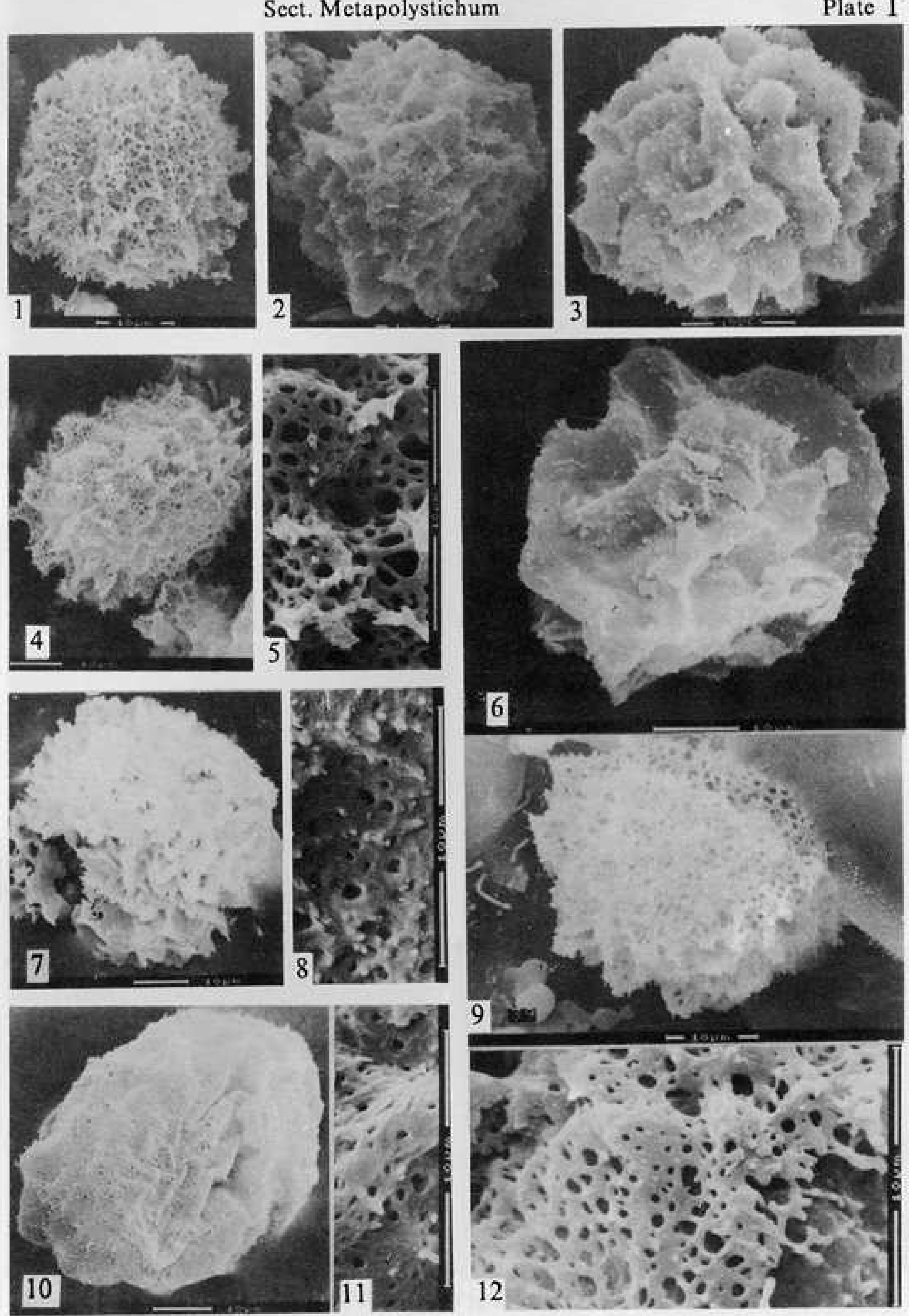
1. *Polystichum grandifrons;* 2. *P. discretum;* 3. *P. oligocarpum;* 4—5. *P. semifertile;* 6. *P. tangmaiense;* 7. *P. yunnanense;* 8. *P. oreodoxa;* 9. *P. pseudo-makinoi;* 10—11. *P. longipinnulum;* 12. *P. acutipinnulum.*

Plate Ⅱ

1. *P. punctiferum;* 2. P. longiaristatum; 3. *P. braunii;* 4. P. ningshense; 5. *P. parvipinnulum;* 6. *P. sozanense;* 7. *P. ovato-paleaceum;* 8. *P. retroso-paleaceum.*

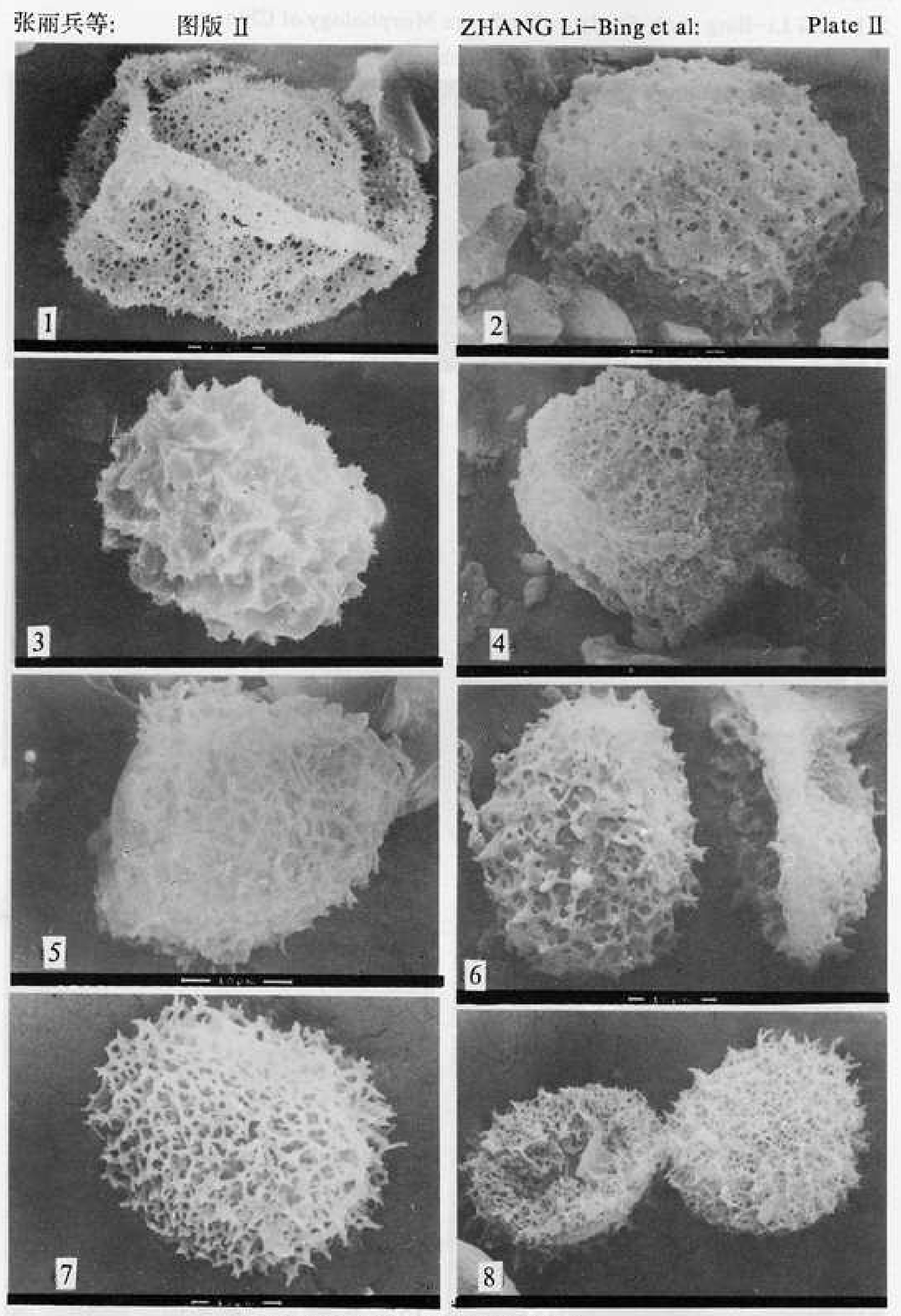
Plate Ⅲ

1. *P. longipaleatum;* 2. *nudisorum;* 3. *P. parvifoliolatum;* 4. *P. tacticopterum;* 5. *P. jizhushanense;* 6. *P. soongae;* 7. *P. piceo-paleaceum;* 8. *P. altum.*

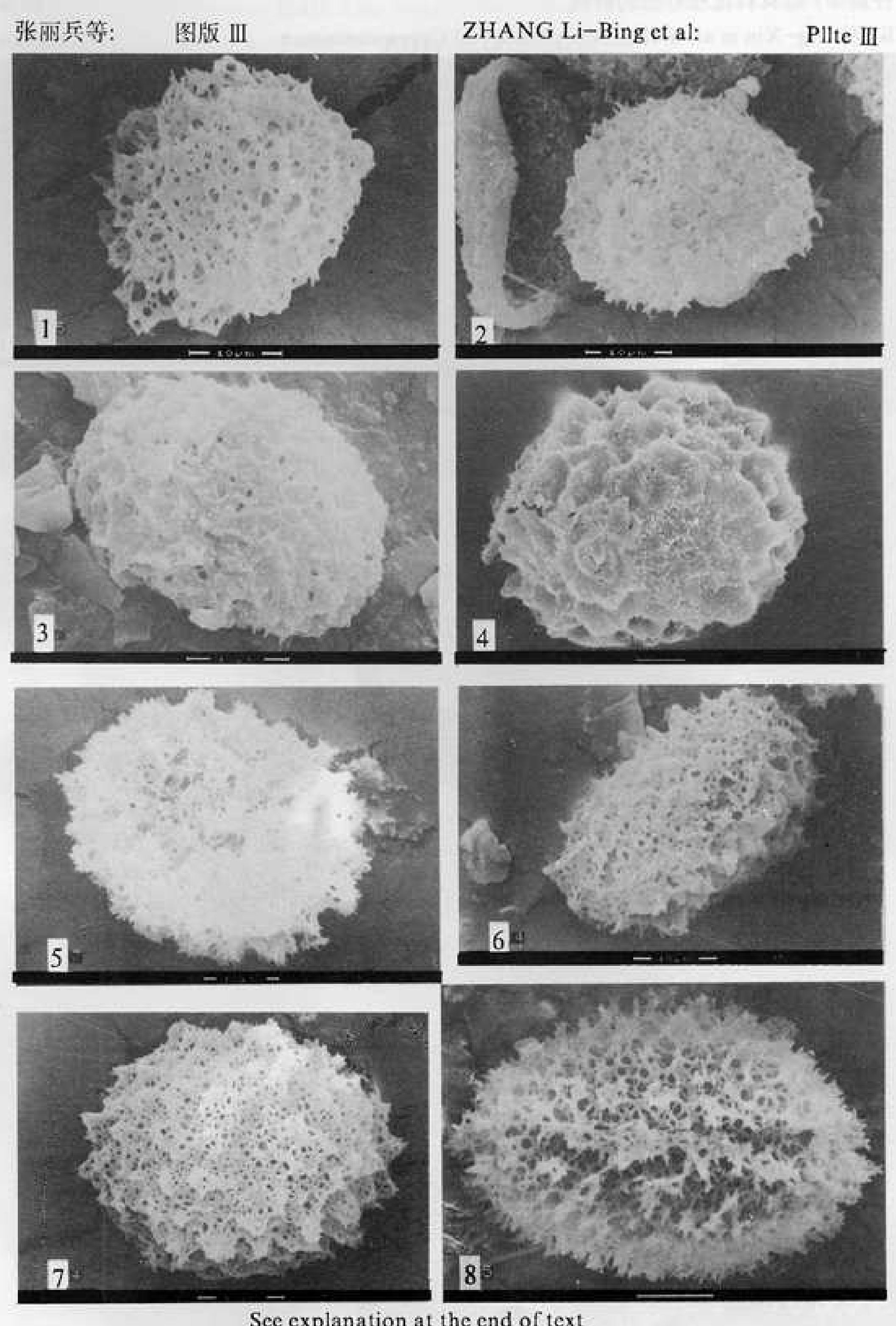


See explanation at the end of text

张丽兵等:　图版 II　ZHANG Li-Bing et al:　Plate II



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text